第 38 卷第 6 期
2018 年 3 月

生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.6
Mar.,2018

DOI:10.5846/stxb201612072520

马志波,黄清麟,庄崇洋,郑群瑞,王宏.基于分层的典型中亚热带天然阔叶林分局部生物多样性.生态学报,2018,38(6):2163-2169.

Ma Z B, Huang Q L, Zhuang C Y, Zheng Q R, Wang H.Local biodiversity of typical, natural, broad-leaved forest stands in mid-subtropical zone: based on tree-layer stratification.Acta Ecologica Sinica,2018,38(6):2163-2169.

基于分层的典型中亚热带天然阔叶林分局部生物多样性

马志波[1],黄清麟[1,*],庄崇洋[1],郑群瑞[2],王　宏[1]

1 中国林业科学研究院资源信息研究所,国家林业局林业遥感与信息技术重点实验室,北京　100091

2 建瓯万木林省级自然保护区管理处,建瓯　353105

摘要:选择福建万木林保护区内两块典型中亚热带天然阔叶林样地为对象,按分层和不分层两种情形,研究了小尺度(<20m)范围内各组成树种的单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR),以探讨局部生物多样性格局及其维持机制。结果表明,两个群落的乔木层都可以划分出受光层和非受光层两个亚层。以受光层林木为圆心进行 ISAR 分析,发现在小尺度范围大多数受光层林木为局部生物多样性的中性种,只有个别树种在个别尺度上有显著的促进或排斥作用。研究途径避免了对非随机作用在维持局部生物多样性中的相对重要性的高估。不分层时,乔木层内同样以中性树种为主。研究结果支持小尺度范围内调查的典型中亚热带天然阔叶林的物种多样性由中性作用主导的结论。

关键词:中亚热带天然阔叶林;小空间尺度;万木林保护区;局部生物多样性;中性作用;乔木层的亚层

Local biodiversity of typical, natural, broad-leaved forest stands in mid-subtropical zone: based on tree-layer stratification

MA Zhibo[1], HUANG Qinglin[1,*], ZHUANG Chongyang[1], ZHENG Qunrui[2], WANG Hong[1]

1 *Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Forestry Remote Sensing and Information Technology, State Forestry Administration, Beijing* 100091, *China*

2 *Administrative Office of Wanmulin Nature Reserve, Jian'ou* 353105, *China*

Abstract: The object of this study was to determine the role of species in maintaining local tree diversity and, thereby, identify processes that structure and maintain the community biodiversity of typical, natural, mid-subtropical broad-leaved forests. Two typical forest sample plots located in Wanmulin Reserve, Fujian Province, were investigated. The individual species-area relationship (ISAR) analysis method was used to investigate two scenarios, without or with tree layer stratification. The results show that the tree layers of both plots could be divided into the light receiving layer (LRL) and non-light receiving layer (NLRL). Overestimation of the relative importance of non-random effects could be avoided when specifying trees distributed in the LRL as focal species in ISAR analysis. This implies that the tree diversity of the two studied forest communities is structured by neutral factors because most species in the LRL or tree layer were neutral species of the local tree diversity.

Key Words: mid-subtropical natural broad-leaved forest; small spatial scale; Wangmulin Reserve; local biodiversity; neutral effect; sub-layer of tree layer

基金项目:国家自然科学基金项目(31370633)

收稿日期:2016-12-07;　　**网络出版日期**:2017-12-19

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: huangql@ caf.ac.cn

检验、区分确定性因素和随机因素在群落装配、物种多样性维持中的相对重要性,是当前植物群落学研究中广泛关注的一个问题,将一个物种作为目标种,分析相邻物种的多样性格局,是研究该问题的一个方法[1-3],可以用单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR)进行描述[1]。目前,ISAR及其衍生方法已用于分析具有丰富物种的森林或灌木群落[1,3-9]。在群落中,不同大小林木之间的竞争是不对称的,一般是通过划分径级的方式进行ISAR分析来避免由此带来的偏差[3,5-8]。但是,在组成多样、结构复杂的天然林中,胸径大小不一定能很好的代表个体的竞争力大小,因为复层混交林"树高-直径"关系变异性大[10],相同直径(径级)对应的树高有大的变动幅度,可能由此改变林木在对生长和生存都极为重要的光资源竞争中的地位——在光竞争中,竞争优势取决于个体的相对高度[11],较高的林木通过遮挡相邻木取得相对优势[12-13]。但是,目前对树高差异方面的考虑较少。

亚热带常绿阔叶林带是我国东部湿润森林区域内最大的植被带[14],在提供各种生态系统服务方面发挥着不可替代的作用,但是从个体角度对局部生物多样性的相关研究尚不多见[6,9]。另外,亚热带天然阔叶森林的乔木层通常可以划分成2—3个亚层[15-18],这种自然成层特征体现了林木高生长策略的差异、代表着林木在光竞争中的地位,为ISAR的应用研究提供了天然分组,但是也没有引起足够的关注。

本研究在福建省建瓯万木林自然保护区设立典型中亚热带天然阔叶林样地,在乔木分层基础上进行ISAR分析,目的是:(1)检验通常认为的在小尺度范围内上层大树对下层小树的显著影响是否存在;(2)研究群落中不同树种对局部生物多样性的作用,深入了解不同尺度上物种多样性的决定因素。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

福建省建瓯万木林自然保护区(27°02′28″—27°03′32″N,118°08′22″—118°09′23″E,)是1956年林业部划定的全国首批19个天然林禁伐区之一,已经有600年以上有记载的保护史[19],保护区内森林植被以中亚热带天然阔叶林即"典型常绿阔叶林"[17,20]为主,在人类活动频繁的低海拔丘陵山地(保护区海拔230—556m)能得以保存,极其罕见。保护区位于闽北武夷山和鹫峰山之间,面积189hm^2,属中亚热带季风气候,年均气温18.7℃,年降水量1670mm,相对湿度81%,全年无霜期277d,日照时数1812.7h,土壤为花岗岩发育的红壤。

1.2 样地设置与调查

2015年冬季在保护区内选择较平坦的典型天然森林群落地段,设置面积为50m×100m的长方形原始林样地2块。将样地分成10m×10m样方,记录其中所有胸径≥5cm的木本植物种名,测量胸径、树高并准确定位。

1.3 林层划分方法

本文采用最大受光面法[21]将郁闭的复层混交林的乔木层划分为受光层(light receiving layer, LRL)和非受光层(non-light receiving layer, NLRL)两个亚层。在样地调查时,在排除林隙(林窗)情况下,将树冠能被垂直光直接照射到的林木记录为受光层林木,否则为非受光层林木。对于林窗内的林木,根据它们与林窗外相邻树木的相对高度判断归属。

1.4 单物种-面积关系分析方法

单物种面积关系(ISAR)计算公式[1]为

$$\mathrm{ISAR}_{(r)} = \sum_{j=1}^{N} [1 - P_{tj}(0,r)]$$

式中,$P_{tj}(0, r)$为空概率,表示在以目标物种t为圆心、r为半径的范围内不出现物种j的概率,N为总物种数,求和计算过程中不计圆心。通过设置缓冲区消除边缘效应[1],本研究根据样地宽度设缓冲区边长为12m,相应的半径r最大值也为12m。当关注$\mathrm{ISAR}_{(r)}$的相对大小而不是绝对值时,可不进行边缘校正[2],此时半径r的最大值为20m。

本研究使用异质泊松过程(heterogeneous poisson process, HPP)作为零模型进行检验。用 ISAR 程序(2014 版)完成所有计算,将运行 199 次蒙特卡洛模拟生成的第 5 大/小的模拟值作为上/下包迹线[2]。由于只根据观测值与模拟值的相对大小判定是否偏离零假设时容易发生第一类错误膨胀(type Ⅰ error inflation),本研究使用 GoF_test_for_ISAR 软件[2]对运算结果做拟合优度检验[22]。

2 结果与分析

2.1 不分层的 ISAR 分析

对样地中的树种逐一进行了 ISAR 分析,选择木荷(*Schima superba*)和浙江桂(*Cinnamomum chekiangense*)作为示例(图 1)进行说明。木荷是 1 号样地乔木层中重要值(为 35.0;所有树种重要值之和为 300,下同)最大的树种,在样地内分布较为分散,但在下部(中下坡位)的个体数量较上部(中上坡位)略多(图 1a)。不设缓冲区情况下,木荷在小尺度范围(<20m)主要为生物多样性的中性种,ISAR 值只在较小的尺度(3m)与下包迹线重合,表现出微弱的排斥作用(图 1b);设缓冲区情况下同样判定木荷主要为生物多样性的中性种(在 12m 尺度范围),同样在 3m 尺度上表现出微弱的排斥作用(图 1c)。浙江桂是 2 号样地乔木层中重要值(为 45.9)最大的树种,在样地内的分布也较为分散(图 1d)。在小尺度范围(<20m)浙江桂同样主要表现为中性作用(图 1e),仅在 3m 和 10m 尺度上表现出微弱的排斥作用(图 1e、f)。

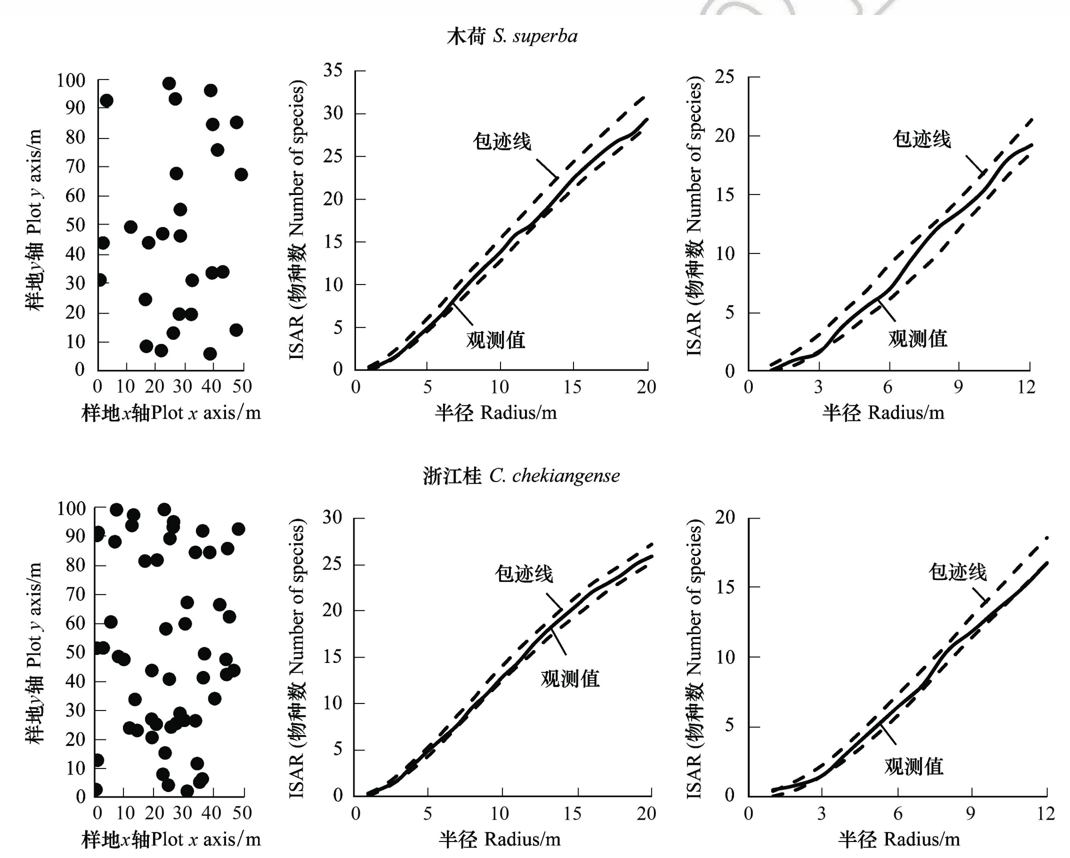


图 1　两个示例种的空间分布及其单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR)分析

Fig.1　Spatial distribution and individual species-area relationship (ISAR) analysis of two example species

在 1 号样地的乔木层内共有 65 个树种,对生物多样性的显著作用主要发生在 2—4m 和 9—11m 尺度范围,且以 3m 尺度上最明显(图 2),在 3m 尺度生物多样性促进种占 7%、排斥种占 13%、中性种占 80%,在<20m 的其他尺度上中性种占有的比例更高、均在 90%以上,基本符合与设立缓冲区、消除计算偏差后得到结果。设立缓冲区时主要在 2—4m 和 5m 尺度对生物多样性起显著作用,起显著作用的物种占有的比例低于

5%,大部分树种为生物多样性的中性种(图 3)。

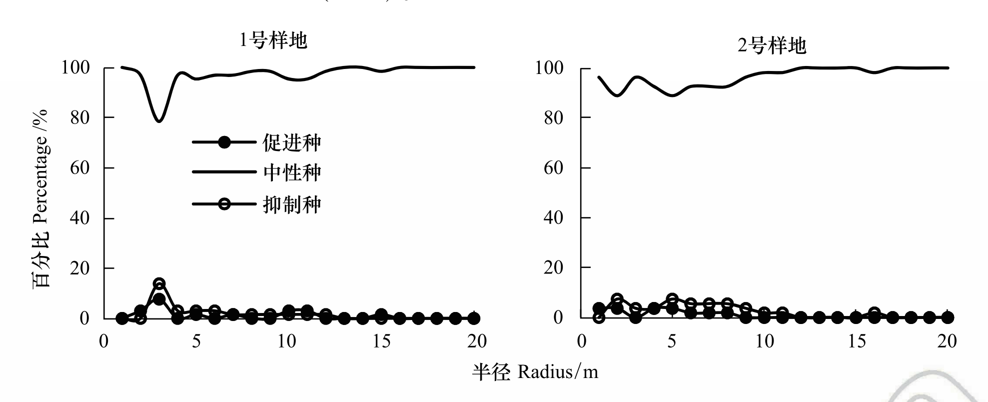


图 2 20m 尺度的单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR)分析

Fig.2 Individual species-area relationship (ISAR) analysis in a scale range of 20m

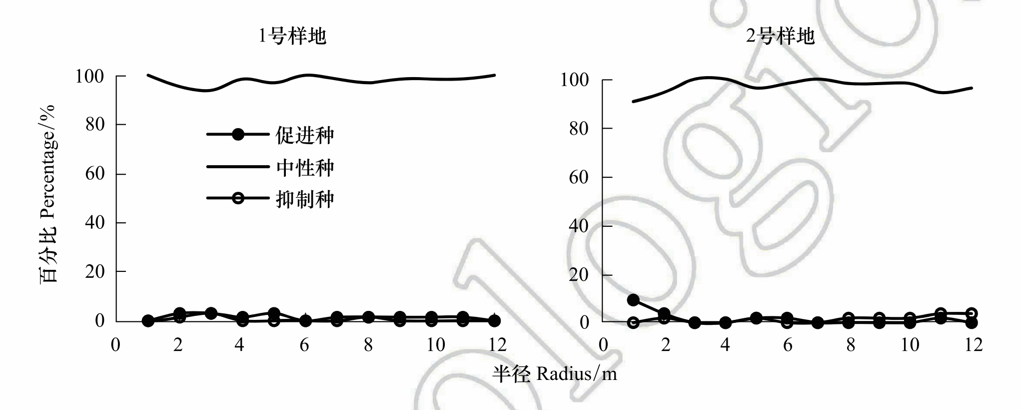


图 3 12m 尺度的单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR)分析

Fig.3 Individual species-area relationship (ISAR) analysis in a scale range of 12m

在 2 号样地,乔木层有 53 个树种,对生物多样性的显著作用主要发生在<10m 尺度、且占有的比例较低,除在 2m 和 5m 尺度促进种和排斥种合计超过 10%(≈11%)外,其他尺度上的比例均低于 10%(图 2),说明在小尺度范围 2 号样地同样以对生物多样性起中性作用的种为主,各尺度上的中性树种占 89%以上。设缓冲区的分析结果也支持该结论(图 3),各尺度上中性树种占 94%以上。

2.2 分层的 ISAR 分析

由于树种丰富,两块调查样地内林木树高-胸径关系变异性都较大(图 4),例如在 1 号或 2 号样地直径 20cm 的林木,对应树高的变动幅度约为 10m,说明在 1 号和 2 号样地中,相同直径的林木不一定具有相同的竞争力,尤其是对光资源的竞争力,根据径级进行 ISAR 分析不可避免的带来偏差,有必要考虑树高的差异。

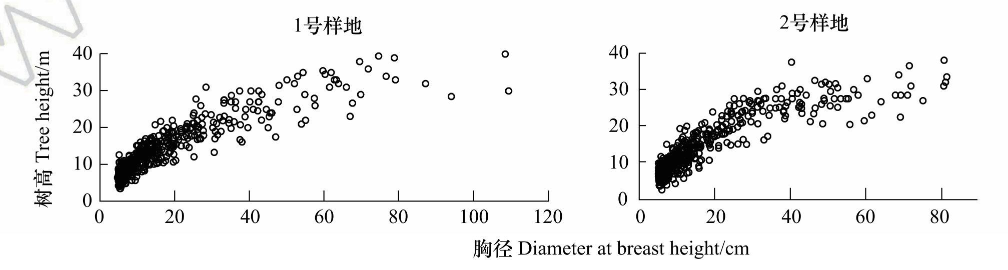


图 4 样地林木树高-胸径关系散点图

Fig.4 Scatter plots of height-diameter relationship in each plot

根据最大受光面法,两块样地的乔木层都可以划分出明显不同的两个亚层,即受光层和非受光层。1 号样地受光层与非受光层的临界高度为 16.5m,在受光层中有 33 种 140 株林木,占总株数的 27.7%,胸高断面积占总数的 85.3%。2 号样地受光层与非受光层的临界高度略低于 1 号样地,为 16.0m,在受光层中有 30 种 151 株林木,占总株数的 28.8%,占总胸高断面积的 86.2%。

以所有分布在受光层内的林木为圆心、分布在非受光层内的林木为相邻木进行 ISAR 分析,发现无论是 1 号样地还是 2 号样地,在小尺度范围内,分布于受光层中的树种同样以对生物多样性起中性作用的种为主(图 5),中性树种占有的比例在 93%以上。比较可知,分层进行 ISAR 分析时(图 5)中性树种占有的比例高于不分层(图 2、图 3)的情况,说明忽略林木高度的差异,会高估物种相互作用(促进或者抑制)的相对重要性,或者说低估中性作用的重要性。

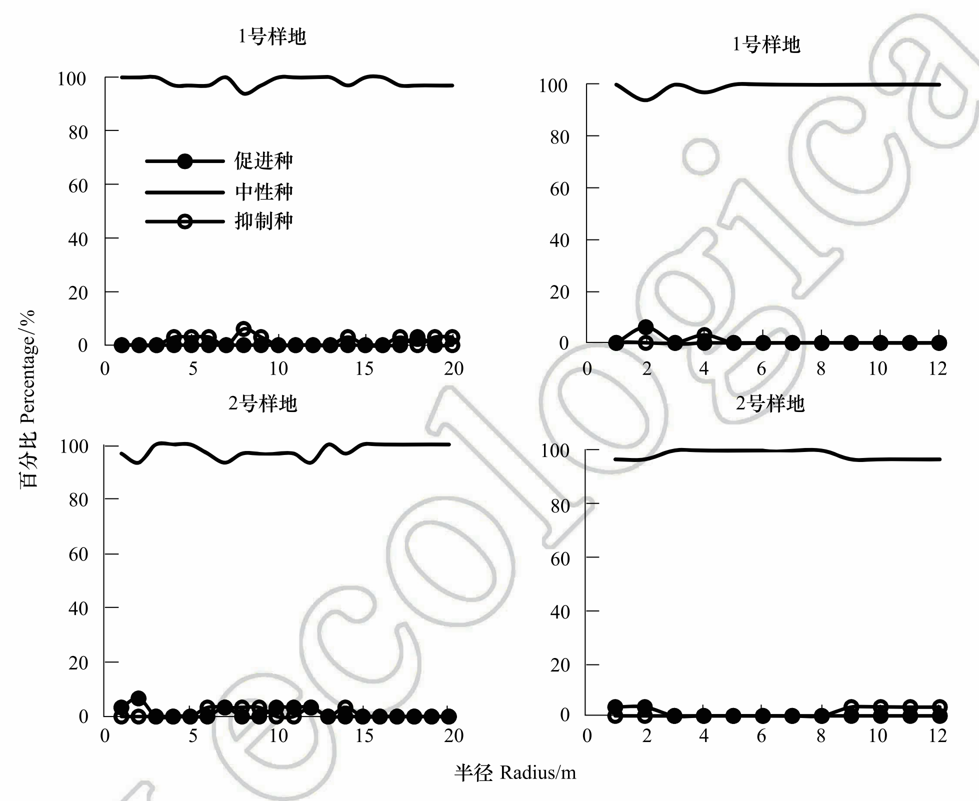


图 5　以受光层林木为圆心的单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR)分析

Fig.5　Individual species-area relationship (ISAR) analysis when setting the trees distributed in light receiving layer as focal species

两块样地内共计只有 6 个受光层树种对局部物种多样性有显著作用(表 1),例如 1 号样地的猴欢喜在 2m 尺度有显著促进作用,2 号样地的木荷在 9—12m 尺度有显著抑制作用。在 1 号样地,受光层树种中米槠(*Castanopsis carlesii*)的 ISAR 值最大,深山含笑(*Michelia maudiae*)的 ISAR 值最低,其他树种(如福建含笑 *M. fujianensis*)的 ISAR 值分布在这两个树种之间(图 6)。在 2 号样地,受光层树种中木荷(*S. superba*)的 ISAR 值最大、华南桂(*C. austrosinense*)的最小,其他树种的 ISAR 值(如福建山矾 *Symplocos fukienensis*)分布在两者之间(图 6)。

3　讨论

基于分层(区分受光层和非受光层),对调查的中亚热带天然阔叶林群落进行 ISAR 分析时,只关注特定的树种(以受光层树种为圆心),使本研究既能像常规 ISAR 分析那样充分利用样地林木个体的水平分布特征,又能考虑它们在垂直空间中的分布特点,从而能从贴近林木的自然特性出发探讨它们在维持局部多样性格局中的作用,避免高估种间相互(促进或抑制)作用在生物多样性维持中的相对重要性。

表 1 对生物多样性具有显著效应的受光层(light receiving layer, LRL)树种

Table 1 Tree species with significant effect on local biodiversity in light receiving layer (LRL)

种名 Species name	在受光层内的密度 Density in LRL /(株/hm^2)	作用类型及作用尺度 Types and effect scale/m
1 号样地 Plot 1		
杜英 *Elaeocarpus decipiens*	6	+ 2
猴欢喜 *Sloanea sinensis*	44	+ 2
光叶山矾 *Symplocos lancifolia*	6	- 4
2 号样地 Plot 2		
浙江桂 *Cinnamomum chekiangense*	94	+ 1
木荷 *Schima superba*	62	- (9—12)
尖叶水丝梨 *Sycopsis dunnii*	14	+ 2

+/-: 生物多样性的促进/排斥种

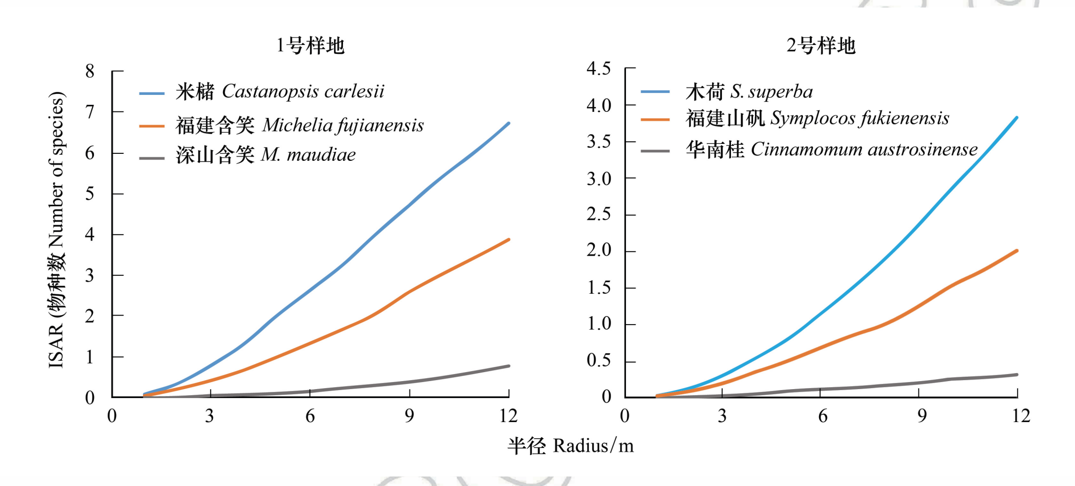


图 6 以受光层林木为圆心的单物种-面积关系(individual species-area relationship, ISAR)分析及示例树种

Fig.6 Individual species-area relationship (ISAR) analysis when focal species distributed in light receiving layer and example species

受光层林木与非受光层林木之间明显具有不平衡的竞争关系,但是本研究中,以受光层林木为圆心,统计比它们低的那些分布在非受光层的相邻木的物种丰富度时,发现大多数受光层林木为中性树种,只有个别受光层树种在个别尺度对生物多样性有显著影响(表 1)。该结果支持中性理论[23]的描述,即不同物种的位置(分布格局)是相互独立的[24]。原因可能在于物种多样性高的群落,随机作用可稀释物种之间的关联性,从而使物种与物种之间趋于相互独立[25]——物种越丰富,单独一个物种的密度越低,由此降低一个物种出现在另一个物种周围的概率[3,9,26-27]。

4 结论

本研究中,受长期封禁保护的典型天然常绿阔叶林群落内林木的树高-胸径关系复杂,先将林木划分为受光层和非受光层两个亚层,然后进行 ISAR 分析,可以避免高估林木个体间的相互作用在生物多样性维持中的相对重要性。在光竞争中占有优势的受光层林木,以中性树种为主,只有个别树种对生物多样性起显著促进或抑制作用,乔木层整体分析得到相近的结论。可见,对所调查的森林群落类型而言,在小尺度范围内随机作用对调查群落生物多样性的维持发挥主导作用。

参考文献(References):

[1] Wiegand T, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Huth A. How individual species structure diversity in tropical forests. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(48): 19029-19033.

[2] Wiegand T, Moloney K A. Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology. Boca Raton, FL: Chapman and Hall/CRC Press, 2014: 408-418.

[3] Punchi-Manage R, Wiegand T, Wiegand K, Getzin S, Huth A, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N. Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka. Ecology, 2015, 96(7): 1823-1834.

[4] Queenborough S A, Metz M R, Wiegand T, Valencia R. Palms, peccaries and perturbations: widespread effects of small-scale disturbance in tropical forests. BMC Ecology, 2012, 12: 3.

[5] Rayburn A P, Wiegand T. Individual species-area relationships and spatial patterns of species diversity in a Great Basin, semi-arid shrubland. Ecography, 2012, 35(4): 341-347.

[6] 宫贵权, 黄忠良, 黄建雄, 叶万辉, 曹洪麟, 练琚愉, 林国俊. 鼎湖山 20 公顷森林样地单个物种对群落的构建. 生态环境学报, 2011, 20(6/7): 991-995.

[7] Zhang C Y, Jin W B, Gao L S, Zhao X H. Scale dependent structuring of spatial diversity in two temperate forest communities. Forest Ecology and Management, 2014, 316: 110-116.

[8] 魏彦波, 程艳霞, 李金功, 王贵春. 植物多样性促进种支配局域空间多样性结构. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 66-72.

[9] Wang X G, Wiegand T, Kraft N J B, Swenson N G, Davies S J, Hao Z Q, Howe R, Lin Y C, Ma K P, Mi X C, Su S H, Sun I F, Wolf A. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests. Ecology, 2016, 97(2): 347-360.

[10] Temesgen H, Zhang C H, Zhao X H. Modelling tree height-diameter relationships in multi-species and multi-layered forests: a large observational study from Northeast China. Forest Ecology and Management, 2014, 316: 78-89.

[11] Chen S Y, Zhang J L, Jia P, Xu J, Wang G, Xiao S. Effects of size variation and spatial structure on plastic response of plant height to light competition. Chinese Science Bulletin, 2010, 55(12): 1135-1141.

[12] Falster D S, Westoby M. Plant height and evolutionary games. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(7): 337-343.

[13] Nowak M A, Sigmund K. Evolutionary dynamics of biological games. Science, 2004, 303(5659): 793-799.

[14] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001: 375-385.

[15] 吴征镒, 中国植被编委会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980: 279-306.

[16] 王梅峒. 江西亚热带常绿阔叶林的生态学特征. 生态学报, 1988, 8(3): 249-255.

[17] 陈灵芝, 陈清朗, 刘文华. 中国森林多样性及其地理分布. 北京: 科学出版社, 1997: 132-159.

[18] 祝燕, 赵谷风, 张俪文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. 植物生态学报, 2008, 32(2): 262-273.

[19] 何友钊. 建瓯县万木林保护区史事考 // 中国林学会林业史学会. 林史文集(第一集). 北京: 中国林业出版社, 1990.

[20] 宋永昌. 中国常绿阔叶林分类试行方案. 植物生态学报, 2004, 28(4): 435-448.

[21] 庄崇洋, 黄清麟, 马志波, 郑群瑞, 王宏. 中亚热带天然阔叶林林层划分新方法——最大受光面法. 林业科学, 2017, 53(3): 1-11.

[22] Loosmore N B, Ford E D. Statistical inference using the *G* or *K* point pattern spatial statistics. Ecology, 2006, 87(8): 1925-1931.

[23] Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001.

[24] McGill B J. Towards a unification of unified theories of biodiversity. Ecology Letters, 2010, 13(5): 627-642.

[25] Wiegand T, Huth A, Getzin S, Wang X G, Hao Z Q, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N. Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2012, 279(1741): 3312-3320.

[26] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. Ecology, 2006, 87(6): 1387-1398.

[27] Perry G L W, Miller B P, Lamont B B, Enright N J. Community-level spatial structure supports a model of stochastic geometry in species-rich shrublands. Oikos, 2017, 126(6): 833-842.